DOI: 10.5846/stxb201605261017
刘自强,余新晓,娄源海,李瀚之,贾国栋,路伟伟.北京山区侧柏水分利用策略.生态学报,2017,37(11):3697-3705.
Liu Z Q, Yu X X, Lou Y H, Li H Z, Jia G D, Lu W W.Water use strategy of *Platycladus orientalis* in Beijing mountainous area.Acta Ecologica Sinica, 2017,37(11):3697-3705.

北京山区侧柏水分利用策略

刘自强,余新晓,娄源海,李瀚之,贾国栋*,路伟伟
北京林业大学水土保持学院. 教育部水土保持与荒漠化防治重点实验室, 北京 100083



摘要:侧柏是北京山区分布范围较广的典型针叶树种,揭示其在不同土壤水分条件下的水分利用策略具有重要意义。通过测定分析生长季内侧柏枝条水、土壤水和地下水的 δD 和 $\delta^{18}O$ 值,并利用多元混合模型(Iso-source 软件)计算侧柏对土壤水或地下水的利用比例,再结合叶片水势(ψ)、气孔导度(Gs)、光合速率(Ps)和蒸腾速率(Tr)等生理生态因子同步观测,了解侧柏在生长季内的水分来源及生理生态适应。结果表明:侧柏的水分利用策略随季节波动,其在不同季节对不同土层水分的利用比例存在差异。在旱季,侧柏对表层 0—20cm 土壤水的平均利用率介于 27.6—31.3%,对深层 80—100cm 土壤水和地下水的利用率分别介于 27.0—33.7%和 22.0—28.9%之间;进入雨季,侧柏对表层 0—20cm 土壤水利用比例增大,介于 47.2—60.9%,对深层 80—100cm 土壤水和地下水的利用比例减小,分别介于 10.5—16.2%和 15.2—19.8%。旱季的侧柏水分亏缺更为严重,其叶片水势峰值比雨季低 44.5%;旱季中的侧柏气孔导度在上午 10:00 达到峰值,但比雨季峰值低 51.67%,其光合速率和蒸腾速率峰值也相应的下降了 22.3%和 37.0%。侧柏能通过降低气孔导度减少水分损失来获得较高的碳同化速率,维持较高的水分利用效率来适应干旱生境,表现出较强的适应能力。

关键词:侧柏;水分来源;利用策略;氢氧同位素

Water use strategy of *Platycladus orientalis* in Beijing mountainous area

LIU Ziqiang, YU Xinxiao, LOU Yuanhai, LI Hanzhi, JIA Guodong*, LU Weiwei
Beijing Forestry University, Key Laboratory of Soil and Water Conservation and Desertification Combating of Ministry of Education, Beijing 100083, *China*

Abstract: In order to understand water source of the dominant tree species *Platycladus orientalis* and its eco-physiological adaptation during growing season in Beijing mountainous area, the *Platycladus orientalis* of water use strategy under different soil moisture conditions during growing season was studied. We employed the Iso-source software and measured the δD and $\delta^{18}O$ in branches of trees, soil and groundwater to clarify their water source during growing season, and analysis combined with eco-physiological factors, such as leaf water potential (ψ), stomatal conductance (GS) and water use efficiency (WUE). Results show that *Platycladus orientalis* water use strategy with seasonal fluctuations, the in different seasons of different depths of soil moisture utilization ratio are different. In the dry season, *Platycladus orientalis* absorbed water in 0—20cm soil layer, the average utilization rate between 27.6—31.3%, at the same time, it utilization of 80—100 cm deep soil water and groundwater are in the range of 27.0%—33.7% and 22.0%—28.9% respectively. In the rainy season, the ratio of *Platycladus orientalis* absorbed 0—20cm soil water increased range of 47.2%—60.9%, the ratio of absorbed water in 80—100 cm deep soil layer and groundwater is decreased, range of 10.5%—16.2% and 15.2%—19.8% respectively. In dry season, the drought and water shortage of *Platycladus orientalis* is more serious, leaf water potential 44.5% less than in the rainy season; the peak of *Platycladus orientalis* stomatal conductance appeared at 10:00 am in the dry season, but 51.67% less than in rainy season, the photosynthetic rate and transpiration rate of peak also corresponding fell 22.3% and 37.0%

基金项目:国家自然科学基金面上项目(41430747); 青年科学基金项目(41401013)
收稿日期:2016-05-26; **网络出版日期**:2017-02-22

*通讯作者 Corresponding author.E-mail: jgd3@163.com

respectively. *Platycladus orientalis* can reduce stomatal conductance decrease water loss to obtain higher carbon assimilation rate and maintain higher water use efficiency to adapt the arid condition, showed high adaptability to arid condition.

Key Words: *Platycladus orientalis*; water source; use strategy; hydrogen and oxygen isotopes

当前,稳定氢氧同位素技术作为一种研究植物水分来源的新技术,已广泛应用于国内外的研究[1]。新的研究发现,植物在不同季节遭受不同程度的水分胁迫,会采取不同的水分利用方式[2-3]。Ewe & Sternberg 等[4]对佛罗里达州的树种进行了研究,发现乔木树种对水分的利用具有明显的季节波动性,植物在旱季主要利用地下水,在雨季主要利用土壤水。Nippert 等[5]也发现植物在不同季节会采取不同的水分利用策略,当表层水分充足时,某些深根性植物会转向吸收利用表层水分。邓文平等[6-7]和贾国栋等[8]发现,侧柏在旱季和雨季中主要利用不同深度的水源。孙守家等[9]在太行山南麓山区发现有些乔木树种采取了深水源及部分气孔关闭的水分利用策略来利用旱季中有限的水分,由此看出,植物可以通过改变自身生理特征或转变利用不同深度水源的策略以适应山区的干旱胁迫[10],伍欢等[11]、王林等[12]和吉增宝等[13]研究也发现,侧柏会通过降低气孔导度或减小蒸腾速率等改变自身生理特征来适应干旱环境。从当前的研究来看,对侧柏的水分来源,并结合其生理生态特征变化阐明其水分利用策略的研究未见报道。

北京山区是我国典型的季节性干旱区,该区土石较多、土层瘠薄,年内降水分布不均,水分亏缺较为严重[14]。全球气候变暖的趋势下还将加剧北京山区的水分亏缺程度[15],因此,水分亏缺将持续制约该区植被恢复和生态建设[16]。水分亏缺会严重影响着植物的分布、光合特征和代谢水平,植物只有适应这种干旱环境才能维持正常的生长发育[17-19]。侧柏(*Platycladus orientalis*)作为北京山区分布范围较广的典型针叶人工树种,经过长期的自然选择和协同进化已表现出较强的生态适应性[20],然而其应对干旱胁迫所采取的水分利用策略和机制尚不清楚,因此有必要在全球变暖的大背景下研究生长季水分变化对其水源、水分利用效率和抗旱能力的可能影响[21]。

本研究测定了侧柏枝条水及其潜在水源(土壤水和地下水)的稳定氢氧同位素值以及其叶片水势、气孔导度、光合速率和蒸腾速率等生理因子,以期了解侧柏在生长季的水分利用模式和生理生态特征变化,阐明其在季节性干旱环境的水分利用策略,为北京山区的植被恢复和后期管理提供理论参考。

1 材料与方法

1.1 试验地概况

试验于 2015 年在北京林业大学首都圈森林生态系统国家定位观测研究站进行(图 1),该站地处鹫峰国家森林公园内,定位站中心地区海拔高度 450m,属于华北暖温带半湿润半干旱大陆性季风气候区,年均气温 11.6℃,多年平均最高气温 41.6℃,多年平均最低气温 -11.6℃,年均日照时数 2662h,年均降水量 600—700 mm,但全年降水分布不均,主要集中在 6—9 月,该时间段的降水量可达全年降水量的 70%—80%。该区森林植被基本以 1958 年以后营造的侧柏、油松、栓皮栎和刺槐人工林为主,其中幼龄纯林居多,林下主要有构树、荆条和孩儿拳头等灌木,全园森林覆盖率高达 85%。观测区为典型的土石山区,土壤类型为淋溶褐土,土层较薄,厚度在 80—100cm,土壤表层腐殖质含量较高,较深层土壤基本为石砾,土层下为风化松散的凝灰岩层和

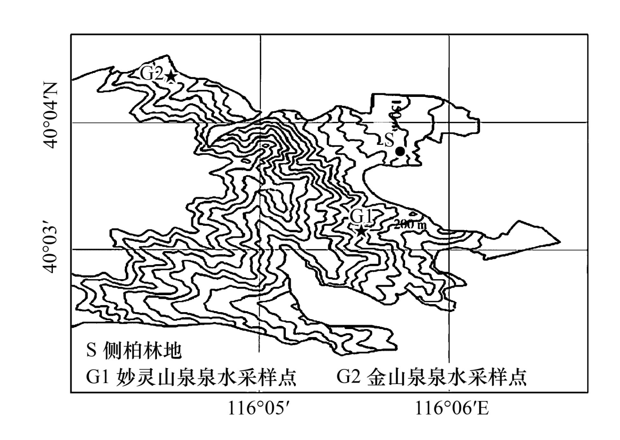


图 1 取样点分布

Fig.1 Location of sampling site within the topographic map of the studied area

石灰岩层,基岩层间的裂隙易形成地下水。由于水在岩石裂隙中基本不受蒸发分馏的影响[22],故裂隙水与地下水有着相似或相同的同位素特征值。取样点分布[23]及所选植株[24]情况如表 1 所示。

表 1　样地基本概况

Table 1　Condition of the experimental plots

树种 Tree species	地类 Land class	样地面积 Sample area/m^2	密度 Density/ hm^{-2}	平均林龄 Average stand age/a	平均高度 Average height/m	平均胸径 Average DBH/cm
侧柏 *Platycladus orientalis*	人工纯林	40	1250	50	10.7	13.5

1.2　样品采集

在 2015 年植物生长季的 4—9 月,每月选取典型晴天进行样品的采集,该时间段历经国内的春(3—5 月)夏(6—8 月)秋(9—11 月)3 个季节。

在样地内选择 3 株人工干扰较小、生长旺盛且树高、胸径、林龄相似的侧柏单株,采集已栓化的成熟枝条,每株采集 3 个样品。在选取的植株附近,随机选取 3 个采样点,并利用长 120cm、内径 3.5cm 的土钻采集土壤样品。土壤表层 40cm 以上每隔 10cm 采集土壤样品,40cm 以下每隔 20cm 采集土壤样品,每层采集 3 个样品。地下水采集点处于妙灵山泉和金山泉,每处地下水设置 3 个采样点,每个采样点采集 3 次。为防止样品水分蒸发导致同位素分馏,取样后将其迅速放入 50mL 瓶中,并用 Parafilm 膜密封,冷藏于冰柜(-20℃),直至同位素测定。

1.3　样品同位素值测定

本次样品氢氧同位素值测定在北京林业大学生态水文过程与机制实验室完成。先用枝剪除去所采枝条的表皮和皮层,确保枝条没有绿色部分,然后利用低温真空冷凝法抽提枝条和土壤的水分。对于旱季节的土壤样品,抽提出来的水分不足以满足测试所需的最低用量时,需要再次抽提该样品。随后用 LGR DLI-100 液态水同位素分析仪(美国)测定抽出水样和地下水中的同位素 δD、$\delta^{18}O$ 值,其 δD、$\delta^{18}O$ 的测定误差分别为 ±0.3‰和±0.1‰。测得水样中的氢氧同位素比值为与"标准平均大洋水(SMOW)"的千分差,表示为:

$$\delta X = \left(\frac{R_{\text{sample}}}{R_{\text{standard}}} - 1 \right) \times 1000‰ \quad (1)$$

式中,δX 为 δD 或 $\delta^{18}O$。R_{sample} 和 R_{standard} 分别表示样品和 SMOW 中的 D/H 或 $^{18}O/^{16}O$。

根据同位素质量守恒原理,当树木具有多个不同水分来源时,树木枝条水分的同位素值为多个不同水源同位素值的混合值,可以通过多元线性分析的方法,利用 Iso-Source 模型计算各树木对水源水分的吸收利用率。计算时,将各潜在水源的 D 和 ^{18}O 同位素同时输入 Iso-Source 模型;当两个潜在水源的同位素值相同或相近时,可将两个水源合并为一个。计算公式可表示为:

$$\delta X = c_1\delta X_1 + c_2\delta X_2 + c_3\delta X_3 + \cdots + c_n\delta X_n \quad (2)$$

$$c_1 + c_2 + c_3 + \cdots + c_n = 1 \quad (3)$$

式中,δX 为树木茎干木质部水分 δD 或 $\delta^{18}O$ 值,‰;X_1、X_2、X_3、…、X_n 分别为各潜在水源水分的 δD 或 $\delta^{18}O$ 值;c_1、c_2、c_3、…、c_n 分别表示树木对各水源的吸收利用率。

1.4　光合速率(Ps)、蒸腾速率(Tr)和气孔导度(Gs)测定

在生长季,每月选择典型晴天,利用 Li-6400 便携式光合仪器测定叶片光合速率(Ps)、蒸腾速率(Tr)和气孔导度(Gs),在侧柏冠层上方随机选择 3 片成熟叶,每片 3 次重复。测定时间为 06:00—18:00,每 2h 测定 1 次,每次测定 3 片叶子,每片 2 个重复。由此可以得出侧柏的瞬时水分利用效率(WUE),表示如下[25]:

$$\text{WUE} = \frac{Ps}{Tr} \quad (4)$$

1.5　叶片水势(ψ)测定

每月选取典型晴天,每隔两小时用枝剪随机剪取 3 片侧柏叶片,放入样品杯,随后将其放入 WP4C 露点水

势仪(Decagon,铂尔曼,美国)样品室抽屉中并推入检测区,记录读数。

2 结果与分析

2.1 降水分布、温度与土壤体积含水量变化

从图 2 可知,在侧柏生长季 4—9 月时段的降水总量为 520.8mm,其中 4—6 月的月均降水为 39.8mm,属于旱季;7—9 月降水量占整个生长季的 77.1%,降水量较多,属于雨季。生长季内最高气温出现在 7 月,为 30.0℃,生长季内平均气温为 22.6℃。总体上,6 个月内的土壤含水量变化都是呈现先缓慢增加后降低最后趋于稳定的变化趋势(图 3),一般表层 0—10cm 的土壤含水量低于 10—20cm 的。旱季的平均土壤含水量为 6.73%,雨季的为 10.54%,雨季的比旱季高出 56.61%,说明旱季土壤水分较为亏缺,7 月的月平均土壤含水量为 12.23%,高于雨季含水量均值,土壤水分充沛。

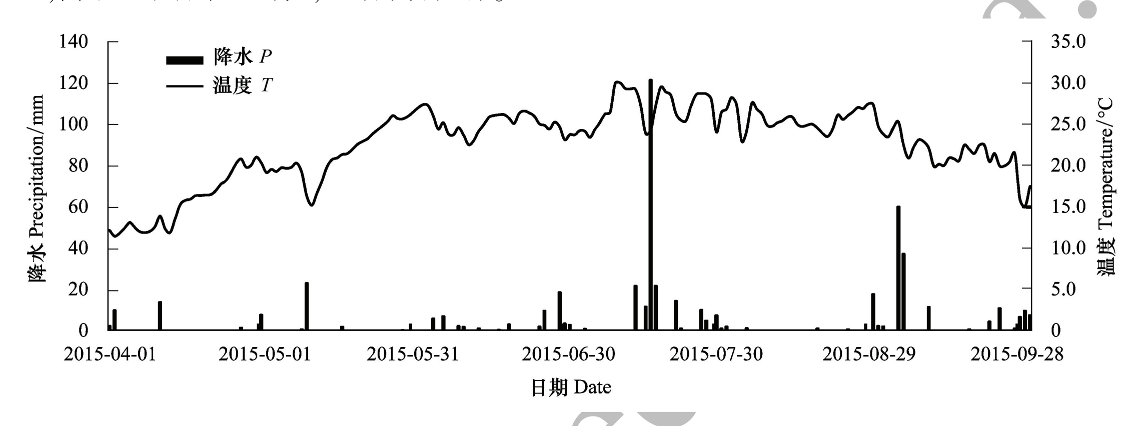


图 2 降水分布及其温度的变化

Fig.2 The variation of precipitation distribution and temperature

2.2 土壤水、地下水和枝条水的氢氧同位素特征

如图 4 所示,不同季节内土壤水分的 $\delta^{18}O$ 和 δD 值存在明显的季节波动性。根据鹫峰地区(2013 年)雨季的大气降水线方程 $\delta D = 5.9877\delta^{18}O - 9.0726$ ($R^2 = 0.9223$)[25],可以看出,生长季内土壤水、地下水和枝条水的氢氧同位素特征值几乎都落于当地大气降水线的附近或下方。旱季的 $\delta^{18}O$ 和 δD 值分别在-6.74—-0.05‰和-60.89—39.42‰范围变化,雨季的 $\delta^{18}O$ 和 δD 值分别在-83.38—-3.66‰和-71.49—-38.01‰,由此看出,旱季到雨季的 $\delta^{18}O$ 和 δD 值呈减小趋势。旱季 0—10cm 土壤的 $\delta^{18}O$ 和 δD 值高于 10—20cm 土壤,并随着土壤深度的增加呈逐渐降低的趋势,至 60—100cm,土壤的 $\delta^{18}O$ 和 δD 值波动范围较小。雨季表层 0—30cm 的土壤的 $\delta^{18}O$ 和 δD 值变化剧烈,0—10cm 土壤的 $\delta^{18}O$ 和 δD 值比 10—20cm 高,在深层 80—100cm 土壤,其 $\delta^{18}O$ 和 δD 值与地下水接近。在整个生长季内,地下水的 $\delta^{18}O$ 和 δD 值分别在-10.11—-7.95‰和-71.06%—-67.62‰波动,波动范围较小,变化不大。生长季内的枝条水分 $\delta^{18}O$ 和 δD 值分别在-70.01—-50.02‰和-7.38—-1.38‰范围波动,且从旱季到雨季呈逐渐增大趋势,说明侧柏在两季中的水分来源可能不同。

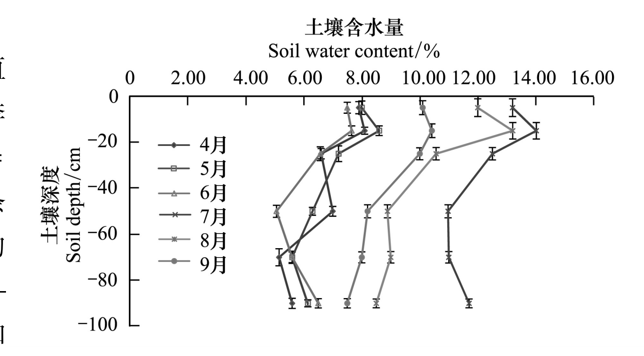


图 3 土壤含水量变化

Fig.3 Variations of soil water content

2.4 侧柏对水源的利用比例

根据同位素质量守恒原理,通过 Iso-source 软件计算显示(图 5):随着季节变化,侧柏对不同深度土壤水分的利用比例不同,其水分来源呈季节变化。旱季,水分较为亏缺,侧柏对表层 0—20cm 土壤水的平均利用

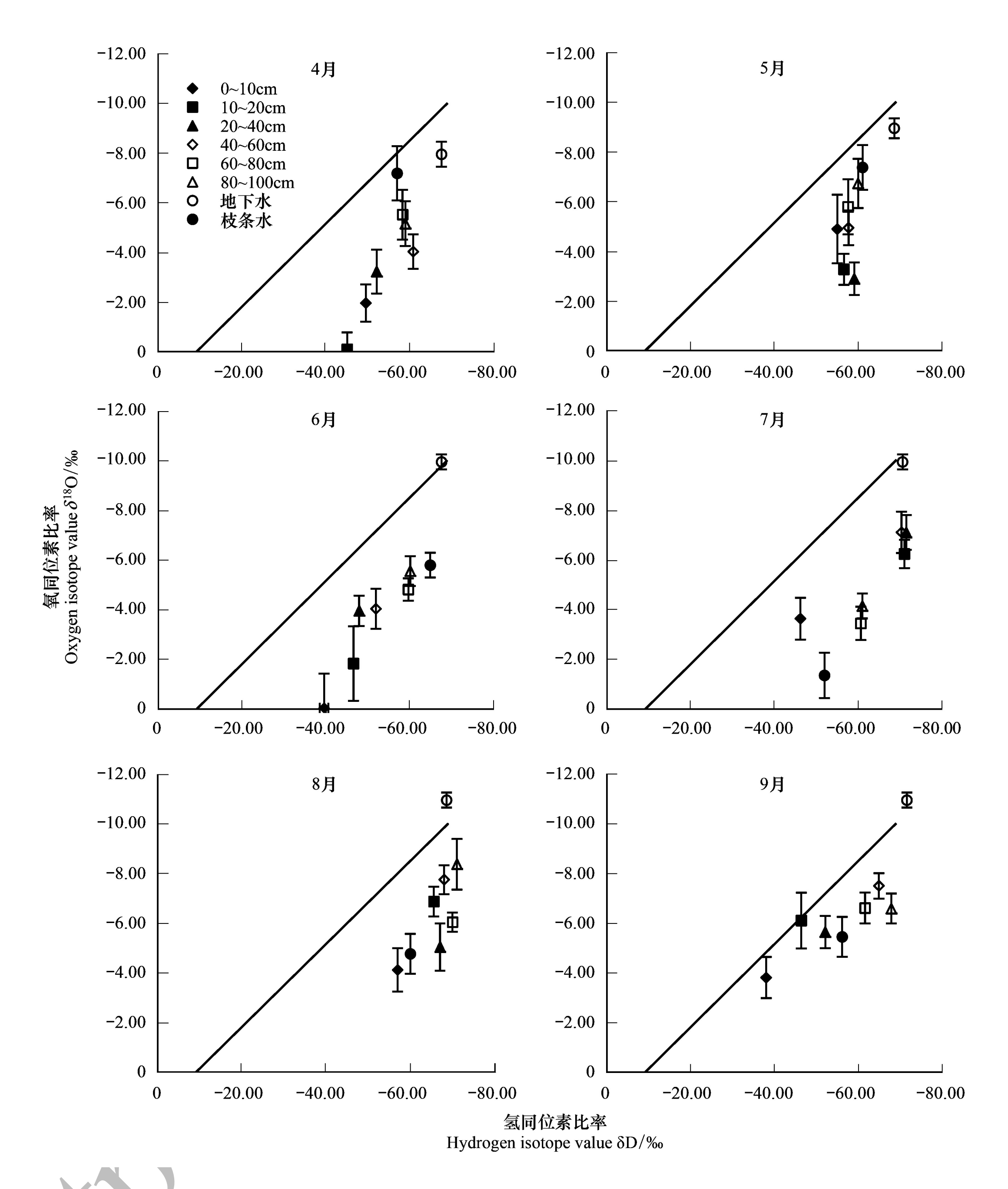


图 4　土壤水、地下水和枝条水的氢氧同位素特征

Fig.4　Distribution character of hydrogen and oxygen isotope value for soil water, ground water and xylem water during the experimental period

率介于 27.6—31.3%,对深层 80—100cm 土壤水和地下水的利用率分别介于 27.0%—33.7%和 22.0%—28.9%之间;进入雨季,侧柏对表层 0—20cm 土壤水利用比例增大,介于 47.2%—60.9%,对深层 80—100cm 土壤水和地下水的利用比例减小,分别介于 10.5%—16.2%和 15.2%—19.8%。相比旱季,侧柏在雨季对表层 0—20cm 土壤水的平均利用比例增加了 83.5%;对深层 80—100cm 土壤水和地下水的平均利用比例分别减小了106.9%和28.2%。在整个生长季内,侧柏对 20—40cm、40—60cm 和 60—80cm 这三个土壤层水分利用比例较少,在1.9%—10.1%范围内波动。

2.5　侧柏水分利用效率与干旱胁迫的关系

研究期间侧柏叶片水势(ψ)变化如图 6 所示,无论旱季或雨季,ψ 呈单峰“凹”形变化,即从早晨到中午再

到晚上,ψ 呈先降低后升高趋势,说明侧柏在一天中其水分亏缺程度存在差异。总体上,旱季的 ψ 低于雨季,说明旱季的侧柏水分亏缺更为严重,侧柏在旱季的12:00达到 ψ 峰值,为-5.98MPa,在雨季表现出滞后性,在 14:00 达到峰值,为-4.14 MPa。

侧柏气孔导度(*Gs*)的季节变化如图 6 所示,生长季内 *Gs* 呈双峰“M 形”变化。从 6:00—10:00,*Gs* 呈上升趋势,在 10:00 达到峰值,到了 12:00,*Gs* 出现极小值,而后在 14:00 出现第 2 次峰值,随后在 14:00—18:00,呈下降趋势。侧柏在雨季的平均 *Gs* 比旱季高27.6%。旱季和雨季首次峰值的平均值分别为0.0658 mol m^{-2} s^{-1}和 0.0998mol m^{-2} s^{-1},旱季比雨季低 51.67%;旱季和雨季二次峰值的平均值分别为 0.0653mol m^{-2} s^{-1}和 0.0756mol m^{-2} s^{-1},旱季比雨季低 15.82%。

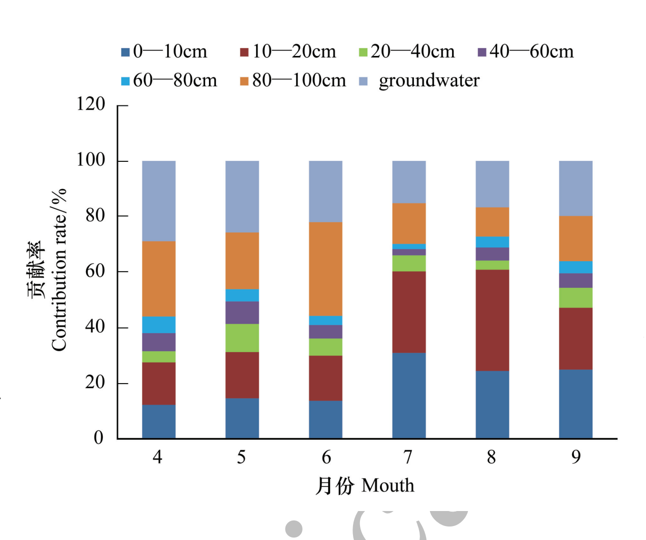


图 5 侧柏对各可能水源的利用比例

Fig.5 Proportions of feasible water sources for *P.orientalis*

侧柏的光合速率(Ps)与蒸腾速率(Tr)的变化趋势较为一致,都呈双峰“M 形”变化,即受气孔开张影响,从 6:00—10:00,Ps 和 Tr 呈上升趋势,在 10:00 达到峰值,到了 12:00,Ps 和 Tr 出现极小值,而后在 14:00 出现第 2 次峰值,随后在 14:00—18:00,呈下降趋势。但两者的变化幅度存在差异,侧柏的 Ps 在旱季和雨季10:00 峰值分别为 5.67 mmol m^{-2} s^{-1} 和 6.94 mmol m^{-2} s^{-1},在 14:00 的峰值分别为 4.49mmol m^{-2} s^{-1} 和 5.40 mmol m^{-2} s^{-1},旱季 10:00 和 14:00 峰值比雨季分别低 22.3%和 20.2%,旱季中 10:00 峰值比 14:00 高 26.2%,雨季中 10:00 峰值比 14:00 高 28.5%。侧柏的 Tr 在旱季和雨季 10:00 峰值分别为 1.97 mmol m^{-2} s^{-1} 和 2.70 mmol m^{-2} s^{-1},在 12:00 的峰值分别为 1.51 mmol m^{-2} s^{-1} 和 2.15 mmol m^{-2} s^{-1},旱季 10:00 和 12:00 分别比雨季低 37.0%和 42.3%,旱季中 10:00 峰值比 12:00 峰值高 30.5%,雨季中 10:00 峰值比 12:00 峰值高 25.6%。

2.6 水分利用来源组成与干旱的关系黎明前植物的叶片水势能反映土壤水分状况,即植物受干旱胁迫的程度[26],而枝条水同位素是不同水源层水分同位素值按不同比例混合而成的,因此,通过建立植物枝条水和黎明前叶片水势、水分利用效率等生理生态的相关关系能在一定程度看出植物的水分利用策略。如图 7 所示,叶片水势、水分利用效率与枝条水同位素值呈正相关,其 R^2 分别为 0.560 和 0.692,即随着叶片水势升高,其枝条水同位素值也增大,说明在侧柏水分亏缺程度减轻时,侧柏主要利用表层水分,因为一般表层土壤水分的氢氧同位素值比深层大,而枝条水同位素值作为多个水源水分同位素组成的混合值会随着水源发生变化,所以侧柏很可能利用表层水分;随着水分利用效率升高,其枝条水同位素值也增大,说明旱季的水分利用效率比雨季高,因为旱季的氢氧同位素组成受蒸发分馏的影响比雨季氢氧同位素值高。

3 讨论

3.1 土壤水分含量与同位素特征

受土壤蒸发和大气降水的双重影响,氢氧同位素特征值和各土层的水分含量处于波动状态[27],同一林分不同季节下,其不同土壤深度水分及其氢氧同位素组成也有很大差异[28]。表层土壤受降水和蒸发影响较深层强烈[29],其水分含量、δD 和 δ^{18}O 值变化也较大,侧柏林分土壤表层在旱季受蒸发的直接影响,不仅土壤含水量低,其 δD 和 δ^{18}O 值也因蒸发强度大发生强烈富集作用而较大,邓文平等[25]在研究北京西山鹫峰地区氢氧同位素的特征分析时也发现表层土壤的水分及其氢氧同位素组成不仅受降水入渗的影响,还受到土壤蒸发作用的强烈影响,致使表层土壤大量富集重同位素,稳定同位素值达到最大值。进入雨季,降水增加,林地平均土壤含水量增大且 δD 和 δ^{18}O 值低,但土壤水 δD 和 δ^{18}O 值同位素值仍受蒸发分馏作用的影响,随着土壤深度增加蒸发分馏作用逐渐减弱[30],其 δD 和 δ^{18}O 值随着土壤深度的增加逐渐减小。曾海鳌等[31]在研究塔

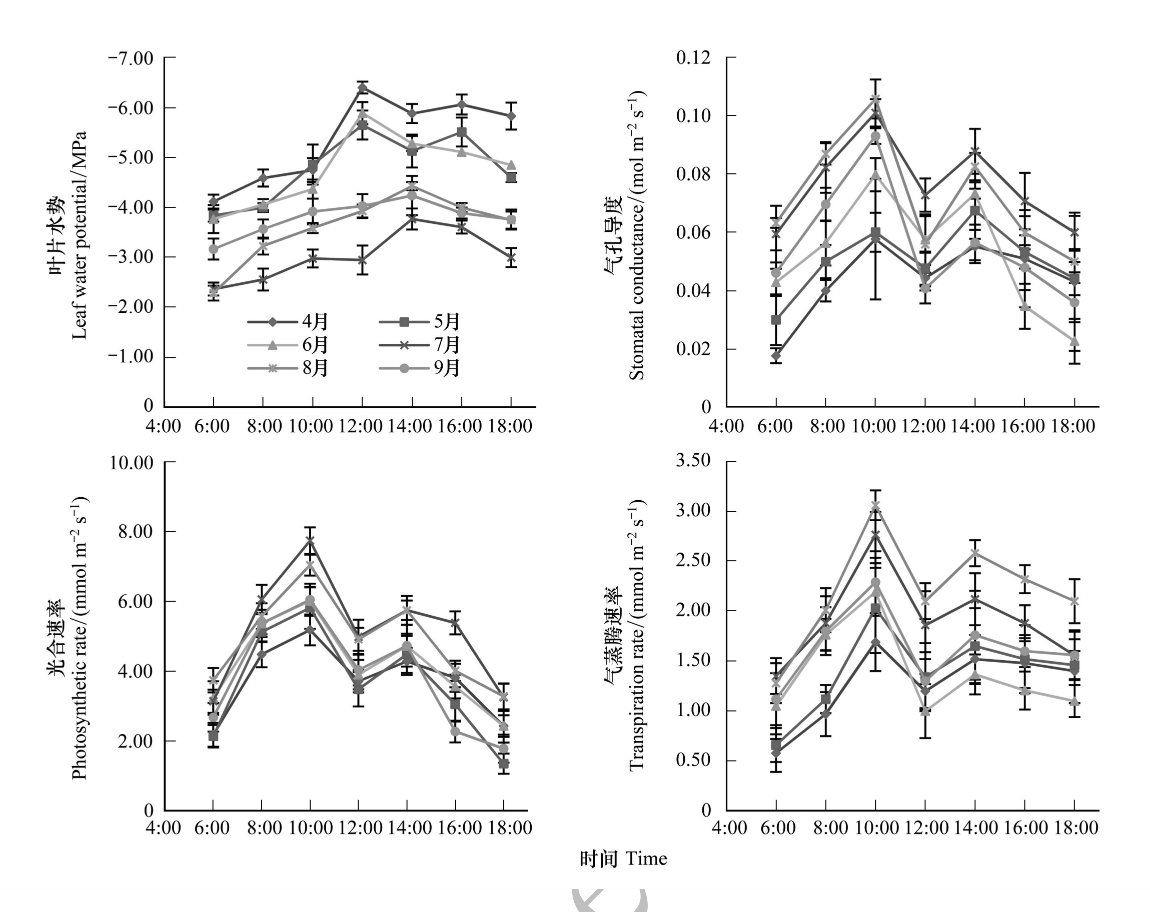


图 6　试验期间侧柏叶片水势、气孔导度、光合速率和蒸腾速率变化

Fig.6　Variations of leaf water potential, stomatal conductance, photosynthetic rate and transpiration rate of *P. orientalis* in experimentaldate

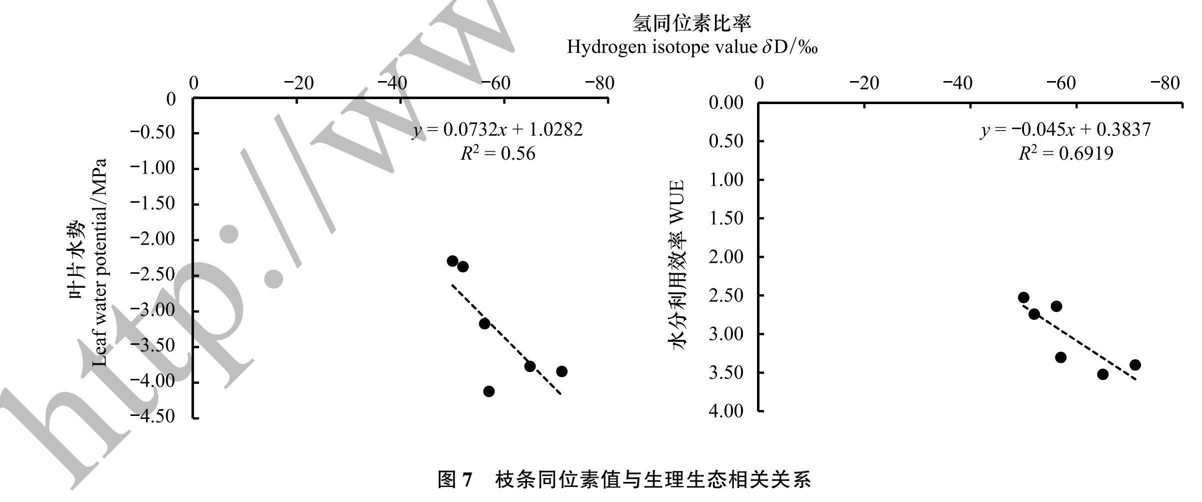


图 7　枝条同位素值与生理生态相关关系

Fig.7　The correlation between the xylem water of isotope composition and physiological and ecological factors

吉克斯坦水体同位素和水化学特征及成因时,也发现土壤水分和其 δD 和 δ^{18}O 值可能受蒸发分馏作用和小降水事件二次蒸发作用的双重影响使得其 δD 和 δ^{18}O 值偏大,但随着土壤深度的加深同位素分馏效应减弱。随着土壤深度的加深,土壤水分中的 δD 和 δ^{18}O 值同位素组成显示出垂直变化,深层 80—100cm 的土壤水中的 δD 和 δ^{18}O 值同位素组成与地下水接近。地下水的 δD 和 δ^{18}O 值比较稳定,不随季节变动,邓文平等[24]也发现鹫峰地区地下水的 δD 和 δ^{18}O 值变化范围很小,处于一个稳定的范围,而翟远征等[32]在研究北京市不同水体中 D 和^{18}O 组成时发现地下水受大气降水影响比较明显。

3.2 侧柏水分来源分析及生理生态适应

研究区侧柏的水分利用策略随季节波动,其在不同季节对不同土壤深度水分的利用比例存在差异。在旱季,侧柏主要吸收利用表层 0—20cm 土壤水、深层 80—100cm 土壤水和地下水;进入雨季,侧柏对表层 0—20cm 土壤水利用比例增大,对深层 80—100cm 土壤水和地下水的利用比例减小;在整个生长季内,侧柏对 20—40cm、40—60cm 和 60—80cm 这 3 个土壤层水分利用比例较少。Ehleringer 等[33]在对干旱区植物水分来源进行研究时发现,深根系植物通过吸收深层土壤水或地下水维持生存,而浅根系植物通过表层土壤利用短暂的降水。离根尖 10cm 以内距离吸收的养分和水分最多,侧柏虽没有发达的主根系,但其在深层土壤有丰富的须根系,密集的须根系能吸收较多的水分和养分[34]。李鹏菊等[35]发现在西双版纳石灰山热带林,有些植物可通过自身发达根系利用深层土壤水和地下水等稳定水源,给植物提供稳定且持久的水分供给。Li 等[36]在对蒙古北部落叶松森林进行研究时发现,在降水量较大的季节,落叶松林利用表层 30cm 以上土壤水,而在降水量较少的季节,则会从深层土壤中吸收水分。侧柏这种水分利用策略,可能与其根系分布有关,侧柏约 50%的细根系分布在 0—20cm 处,表层根系较为丰富,但主根系不发达[37]。侧柏在旱季时期吸收深层土壤水分维持正常的生理活动以适应干旱环境,但丰富的表层根系对降水反应敏感,使其在雨季时期集中利用表层土壤水分。当土壤中水分出现亏缺时,植物显示出一定的忍耐能力,表现出不同的生理反应[38]。结合侧柏的各项生理生态指标来看,侧柏在旱季叶片水势较低,说明水分亏缺较为严重,其气孔开张程度不如雨季大,光合速率和蒸腾速率也比雨季低,这可能是侧柏适应干旱环境的一种策略;另外,典型晴天正午,太阳辐射较大,蒸腾作用也较大,侧柏采取关闭气孔的方式减少水分散失有效的使其适应生境。孙守家等[9]在研究太行山南麓山区栓皮栎-扁担杆生态系统水分利用策略时也发现植物会通过深水源及部分气孔关闭和浅水源及低蒸腾耗散的水分利用策略来利用旱季中有限的水分。张佩等[39]在研究黑河中游荒漠绿洲过渡带多枝柽柳时同样发现,当水分条件更差时,植物通过调节气孔维持相对稳定的碳同化能力及较高水分利用效率,表现出较好的适应能力。侧柏在不同季节吸收利用不同深度的土壤水分,并通过改变生理生态特征来适应干旱缺水的环境,这种水分利用策略不仅有利于自身度过干旱胁迫环境,同时减少了与其他树种的水分竞争,可以提高群落物种间的共生能力,有利于在气候变化的大背景下,保持群落的弹性,这对于维持森林群落的稳定性具有重要意义。

4 结论

(1)研究区侧柏的水分利用策略随季节波动,其在不同季节对不同土壤深度水分的利用比例存在差异。在旱季,侧柏主要吸收利用表层 0—20cm 土壤水、深层 80—100cm 土壤水和地下水;进入雨季,侧柏对表层 0—20cm 土壤水利用比例增大,对深层 80—100cm 土壤水和地下水的利用比例减小;在整个生长季内,侧柏对 20—40cm、40—60cm 和 60—80cm 这 3 个土壤层水分利用比例较少。

(2)生长季内土壤水分的季节波动明显影响侧柏的叶片气体交换过程,在林地水分条件变差时,叶片水势较小,水分匮缺较为严重,侧柏能通过降低气孔导度减少水分损失来获得较高的碳同化速率,维持较高的水分利用效率来适应干旱生境,表现出较强的适应能力。侧柏叶片生理生态对土壤水分季节变化的适应说明侧柏具有较好的干旱适应性。

参考文献(References):

[1] 吴锦奎, 丁永建, 王根绪, 沈永平. 同位素技术在寒旱区水科学中的应用进展. 冰川冻土, 2004, 26(4): 509-516.

[2] Li S G, Romero-Saltos H, Tsujimura M, Sugimoto A, Sasaki L, Davaa G, Oyunbaatar D. Plant water sources in the cold semiarid ecosystem of the upper Kherlen River catchment in Mongolia: A stable isotope approach. Journal of Hydrology, 2006, 333(1): 109-117.

[3] Ewe S M L, Sternberg L D S L. Seasonal water-use by the invasive exotic, *Schinus terebinthifolius*, in native and disturbed communities. Oecologia, 2002, 133(4): 441-448.

[4] Smith S D, Wellington A B, Nachlinger J A, Fox C A. Functional responses of riparian vegetation to streamflow diversion in the eastern Sierra Nevada. Ecological Applications, 1991, 1(1): 89-97.

[5] Nippert J B, Knapp A K. Soil water partitioning contributes to species coexistence in tallgrass prairie. Oikos, 2007, 116(6): 1017-1029.

[6] 邓文平, 余新晓, 贾国栋, 李亚军, 刘瑜洁. 雨季北京山区 3 种典型植物的水分来源. 干旱区研究, 2014, 31(4): 649-657.

[7] 邓文平. 北京山区典型树种水分利用机制研究[D]. 北京: 北京林业大学, 2015.

[8] 贾国栋, 余新晓, 邓文平, 樊登星. 北京山区典型树种土壤水分利用特征. 应用基础与工程科学学报, 2013, 21(3): 403-411.

[9] 孙守家, 孟平, 张劲松, 贾长荣, 任迎丰. 太行山南麓山区栓皮栎——扁担杆生态系统水分利用策略. 生态学报, 2014, 34(21): 6317-6325.

[10] 邓艳, 蒋忠诚, 李衍青, 胡阳. 广西不同石漠化程度下典型植物水分来源分析. 热带地理, 2015, 35(3): 416-421.

[11] 伍欢. 铅和节律性干旱对侧柏和刺槐生理及铅累积特性的影响[D]. 杨凌: 西北农林科技大学, 2014.

[12] 王林, 冯锦霞, 王双霞, 贾长荣, 万贤崇. 干旱和坡向互作对栓皮栎和侧柏生长的影响. 生态学报, 2013, 33(8): 2425-2433.

[13] 吉增宝, 王进鑫. 干旱胁迫对侧柏幼树某些生理特性的影响. 西北林学院学报, 2009, 24(6): 6-9.

[14] Wang L, Wang Q J, Wei S P, Shao M A, Li Y. Soil desiccation for Loess soils on natural and regrown areas. Forest Ecology & Management, 2008, 255(7): 2467-2477.

[15] Coley P D. Possible effects of climate change on plant/herbivore interactions in moist tropical forests. Climatic Change, 1998, 39(2): 455-472.

[16] Wassmann R, Jagadish S V K, Heuer S, Ismail A, Redona E, Serraj R, Singh R K, Howell G, Pathak H, Sumfleth K. Chapter 2 climate change affecting rice production: the physiological and agronomic basis for possible adaptation strategies. Advances in Agronomy, 2009, 101: 59-122.

[17] Shao H B, Chu L Y, Jaleel C A, Zhao C X. Water-deficit stress-induced anatomical changes in higher plants. Comptes Rendus Biologies, 2008, 331(3): 215-225.

[18] De Soyza A G, Killingbeck K T, Whitford W G. Plant water relations and photosynthesis during and after drought in a Chihuahuan desert arroyo. Journal of Arid Environments, 2004, 59(1): 27-39.

[19] Seki M, Umezawa T, Urano K, Shinozaki K. Regulatory metabolic networks in drought stress responses. Current Opinion in Plant Biology, 2007, 10(3): 296-302.

[20] Zhang W H, Lu Z J. A study on the biological and ecological property and geographical distribution of Quercus variabilis population. Acta Botanica Boreali-Occidentalia Sinica, 2002, 22(5): 1093-1101.

[21] 周雅聃, 陈世苹, 宋维民, 卢琦, 林光辉. 不同降水条件下两种荒漠植物的水分利用策略. 植物生态学报, 2011, 35(8): 789-800.

[22] Querejeta J I, Estrada-medina H, Allen M F, Jiménez-Osornio J J, Ruenes R. Utilization of bedrock water by *Brosimum alicastrum* trees growing on shallow soil atop limestone in a dry tropical climate. Plant and Soil, 2006, 287(1-2): 187-197.

[23] 邓文平, 余新晓, 贾国栋, 李亚军, 刘玉洁. 北京西山鹫峰地区氢氧稳定同位素特征分析. 水科学进展, 2013, 24(5): 642-650.

[24] 贾国栋, 余新晓, 邓文平, 樊登星. 北京山区典型树种土壤水分利用特征. 应用基础与工程科学学报, 2013, 21(3): 403-411. (本条文献与第 8 条文献重复,请核对)

[25] 邓文平, 余新晓, 贾国栋, 李亚军, 刘玉洁. 北京西山鹫峰地区氢氧稳定同位素特征分析. 水科学进展, 2013, 24(5): 642-650. (本条文献与第 23 条文献重复,请核对)

[26] Ewanchuk P J, Bertness M D. Structure and organization of a northern New England salt marsh plant community. Journal of Ecology, 2004, 92(1): 72-85.

[27] 王海燕, 刘廷玺, 王力, 吴尧, 王天帅, 童新. 科尔沁沙地坨甸交错区土壤水分的空间变异规律. 干旱区研究, 2013, 30(3): 438-443.

[28] Rossatto D R, Silva L D C R, Villalobos-Vega R, Sternberg L D S L, Franco A C. Depth of water uptake in woody plants relates to groundwater level and vegetation structure along a topographic gradient in a neotropical savanna. Environmental and Experimental Botany, 2012, 77: 259-266.

[29] 吴华武, 李小雁, 蒋志云, 李静, 郑肖然, 赵殿智. 基于 δD、$\delta^{18}O$ 的青海湖流域芨芨草水分利用来源变化研究. 生态学报, 2015, 35(24): 8174-8183.

[30] Barnes C J, Allison G B. Tracing of water movement in the unsaturated zone using stable isotopes of hydrogen and oxygen. Journal of Hydrology, 1988, 100(1-3): 143-176.

[31] 曾海鳌, 吴敬禄. 塔吉克斯坦水体同位素和水化学特征及成因. 水科学进展, 2013, 24(2):272-279.

[32] 翟远征, 王金生, 滕彦国, 左锐. 北京市不同水体中 D 和 ^{18}O 组成的变化及其区域水循环指示意义. 资源科学, 2011, 33(1): 92-97.

[33] Ehleringer J R, Dawson T E. Water uptake by plants: perspectives from stable isotope composition. Plant, Cell & Environment, 1992, 15(9): 1073-1082.

[34] 向师庆, 赵相华. 北京主要造林树种的根系研究. 北京林业大学学报, 1981, (3): 9-27.

[35] 李鹏菊, 刘文杰, 王平元, 李金涛. 西双版纳石灰山热带季节性湿润林内几种植物的水分利用策略. 云南植物研究, 2008, 30(4): 496-504.

[36] Li S G, Tsujimura M, Sugimoto A, Sasaki L, Yamanaka T, Davaa G, Oyunbaatar D, Sugita M. Seasonal variation in oxygen isotope composition of waters for a montane larch forest in Mongolia. Trees, 2006, 20(1): 122-130.

[37] 贾国栋, 基于稳定氢氧同位素技术的植被——土壤系统水分运动机制研究[D]. 北京: 北京林业大学, 2013.

[38] 严昌荣, 韩兴国, 陈灵芝. 六种木本植物水分利用效率和其小生境关系研究. 生态学报, 2001, 21(11): 1952-1956.

[39] 张佩, 袁国富, 庄伟, 薛沙沙. 黑河中游荒漠绿洲过渡带多枝柽柳对地下水位变化的生理生态响应与适应. 生态学报, 2011, 31(22): 6677-6687.